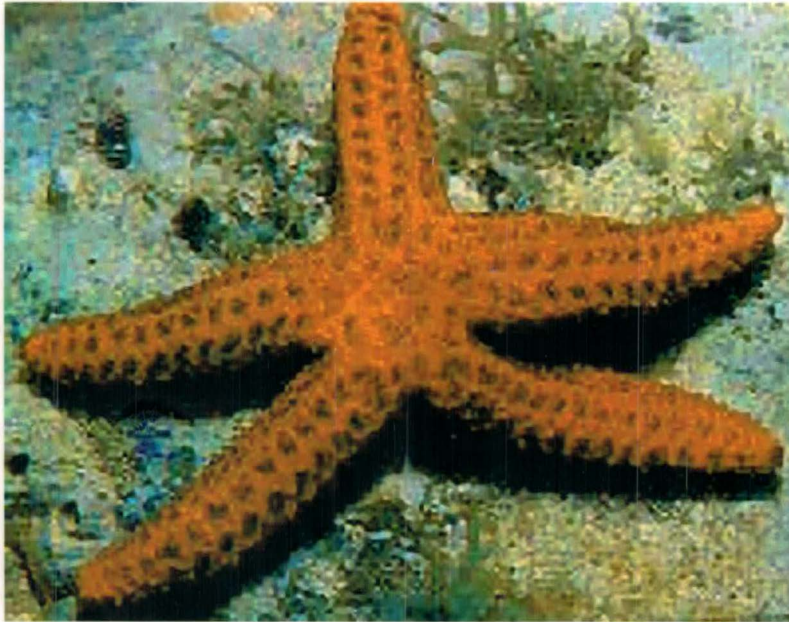


ANDREA DUQUE PEREIRA

**CICLO REPRODUTIVO DE *Echinaster (Othilia) brasiliensis*
MÜLLER & TROSCHEL, 1842 (ECHINODERMATA:
ASTEROIDEA) NA REGIÃO DO CABO FRIO, RJ.**



Dissertação apresentada à Pós-Graduação em
Zoologia da Universidade Federal do Rio de
Janeiro como parte dos requisitos necessários à
obtenção do grau de Mestre em Ciências
Biológicas – Zoologia.

Rio de Janeiro

2002

ANDREA DUQUE PEREIRA

**CICLO REPRODUTIVO DE *Echinaster (Othilia) brasiliensis* MÜLLER &
TROSCHEL, 1842 (ECHINODERMATA: ASTEROIDEA)
NA REGIÃO DO CABO FRIO, RJ.**

Banca examinadora:

Prof. Dr. Carlos Renato Rezende Ventura
(Presidente da banca)

Prof. Sra. Dibora de Oliveira Pires

Prof. Dr. Flavio da Costa Fernandes

Rio de Janeiro, 8 de janeiro de 2002.

Trabalho realizado no Setor de Echinodermatologia
Departamento de Invertebrados. Museu Nacional
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Orientador:

Prof. Dr. Carlos Renato Rezende Ventura
Departamento de Invertebrados . Museu Nacional
Universidade Federal do Rio de Janeiro

FICHA CATALOGRÁFICA

Pereira, Andrea Duque

Ciclo Reprodutivo de *Echinaster (Othilia) brasiliensis* Müller & Troschel, 1842
(Echinodermata: Asteroidea) na Região do Cabo Frio, RJ.

Rio de Janeiro, UFRJ. Museu Nacional 2002.

i-xii, 1- 45

Dissertação: Mestrado em Ciências Biológicas (Zoologia)

1. Reprodução sexuada 2. *Echinaster (Othilia) brasiliensis* 3. Asteroidea
4. Echinodermata 5. Rio de Janeiro

I – Universidade Federal do Rio de Janeiro

II – Dissertação

À minha querida família, ao meu amor Marco Aurélio e aos meus amigos

“ Se a cada dia vencerdes em vós uma má tendência, se a cada ano dominardes um vício, se cada decênio conseguires melhorar o vosso autocontrole; estais fazendo história e não só vós ajudareis a vós mesmos como a todos os homens com a vossa ação.”

Jorge Angel Livraga

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Renato Ventura, por toda paciência e confiança para a realização deste trabalho.

À ótima equipe do laboratório de Equinodermatologia, Samantha, Globy, Ricardo, Fábio e Dani, pela grande ajuda nas coletas, pela amizade e pela força em todos os momentos e pela agradável e divertida convivência, enfim por toda alegria proporcionada. E à querida Thais pela ajuda nas coletas.

À minha amiga Samantha Carlinho por toda ajuda, incentivo, carinho e amor em todos os momentos da nossa amizade, principalmente nessa recente conquista.

Aos meus maravilhosos pais, por tudo em minha vida.

À minha irmã, pela verdadeira amizade e pelo amor.

Ao meu amor Marco Aurélio, pelo seu apoio constante e principalmente pela sua existência.

À minha amiga Érica, por toda ajuda e principalmente por estar sempre presente em minha vida.

À minha amiga Luciana, pelos momentos de conversa, pelas risadas e pela sincera e bela amizade.

À professora Magda Padilha pelo empréstimo do micrótomo.

ÍNDICE

Agradecimentos.....	vii
Índice.....	viii
Lista de figuras.....	ix
Resumo.....	x
Abstract.....	xi
Introdução.....	1
Material e Métodos.....	6
Dado abiótico.....	6
Dados bióticos.....	6
Preparação histológica das gônadas.....	8
Resultados.....	11
Fotoperíodo.....	11
Razão sexual.....	11
Índices das gonadas.....	12
Índices dos cecos pilóricos.....	14
Relação entre os índices gonadais e os índices dos cecos pilóricos.....	15
Análise histológica das gônadas.....	16
Histologia dos testículos.....	16
Estágios da espermatogênese.....	16
Gametogênese dos machos.....	19
Histologia dos ovários.....	21
Estágios da ovogênese.....	22
Gametogênese das fêmeas.....	23
Frequência de tamanho dos ovócitos.....	26
Discussão.....	29
Conclusões.....	37
Referências bibliográficas.....	38

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Mapa da área de estudo.....	7
Figura 2 – Diagrama da metodologia utilizada.....	10
Figura 3 - Variação do fotoperíodo no Rio de Janeiro.....	11
Figura 4 - Variação dos índices gonadais.....	12
Figura 5 - Variação dos índices gonadais dos machos.....	13
Figura 6 - Variação dos índices gonadais das fêmeas	14
Figura 7 - Variação dos índices dos cecos pilóricos.....	15
Figura 8 - Variação dos índices gonadais e dos cecos pilóricos.....	15
Figura 9.-.Cortes histológicos dos testículos.....	18
Figura 10 - Frequência relativa dos estágios de maturidade dos machos.....	19
Figura 11 - Relação entre os índices gonadais e os estágios de maturidade dos machos.....	21
Figura 12.-.Cortes histológicos dos ovários.....	24
Figura 13 - Frequência relativa dos estágios de maturidade das fêmeas.....	25
Figura 14 - Relação entre os índices gonadais e os estágios de maturidade das fêmeas.....	26
Figura 15 - Distribuição da frequência de tamanho dos ovócitos.....	28

RESUMO

No presente estudo indivíduos de *Echinaster (Othilia) brasiliensis* foram coletados mensalmente na Praia de João Fernandes, Búzios, RJ, no período de agosto de 1999 a dezembro de 2000, a fim de verificar e descrever o ciclo reprodutivo e a estratégia reprodutiva da espécie. Para o estudo do ciclo reprodutivo usou-se o índice das gônadas e a análise histológica das gônadas. *E. (O.) brasiliensis* apresentou uma reprodução contínua. Uma assincronia no desenvolvimento gonadal dos indivíduos da população foi detectada com base na análise histológica das gônadas. A análise das freqüências de tamanho dos ovócitos indicou que as classes de 60 μm e 160 μm foram as mais representativas. Ovócitos de vários tamanhos ocorreram concomitantemente em diferentes fêmeas ao longo do período estudado. A ausência de ovários vazios e a variação no tamanho dos ovócitos sugerem uma ovogênese contínua em cada indivíduo. Os cecos pilóricos não apresentaram um ciclo anual. Não foi encontrada qualquer relação inversa entre o índice gonadal e o índice dos cecos pilóricos.

ABSTRACT

In the present study specimens of *Echinaster (Othilia) brasiliensis* were collected monthly at João Fernandes Beach, Búzios, Brazil, from August 1999 to December 2000. Reproductive cycle was studied using gonad index and histological analysis of gonads. *E. (O.) brasiliensis* exhibited a continuous reproduction. Histological analysis of gonads showed asynchrony in gametogenesis among the individuals of this population. Small and mesovitellogenic oocytes (60-160µm) were the dominant size-class in all samples. Several size classes of oocytes were found together in many ovaries along the studied period. No spent ovaries were found. Probably, the ovaries were not empty for the recovering. The pyloric caeca did not show an annual cycle. An inverse relationship between gonad and pyloric caeca indices was not evident.

INTRODUÇÃO

A reprodução sexuada é predominante em Asteroidea e envolve a produção de gametas, a fertilização externa e o desenvolvimento de fases larvais. Os asteróides, em geral, são gonocóricos e, raramente hermafroditas (Lawrence, 1987). As estrelas-do-mar possuem uma grande variedade de estratégias reprodutivas que têm como a principal consequência a maior ou menor dispersão das espécies. Algumas espécies produzem ovos pequenos ($< 300 \mu\text{m}$) com pouca quantidade de material nutritivo e larvas planctotróficas com longa duração na coluna d'água e, conseqüentemente, com maior capacidade de dispersão. Outras espécies produzem ovos grandes ($> 300 \mu\text{m}$) com grande quantidade de material nutritivo e larvas lecitotróficas que têm curta duração na coluna d'água e uma menor dispersão (Tyler *et al.*, 1984; Chia *et al.*, 1993; Byrne & Cerra, 1996).

Os asteróides, em sua minoria, reproduzem-se assexuadamente por fissão ou autotomia (Mladenov, 1996). Provavelmente, a fissão é desencadeada por condições ambientais adversas como falta de alimento, baixa de oxigênio e rápida elevação da temperatura da água do mar, tempestades, turbidez da água, isto é, um ambiente instável e estressante (Emson & Wilkie, 1980; Chia & Walker, 1991).

O sistema reprodutivo em Asteroidea consiste em duas gônadas interconectadas em cada braço ou raio. As gônadas são alongadas e, durante a gametogênese, crescem e ocupam o comprimento de cada raio. A parede da gônada é formada por dois tipos de tecidos, denominados saco interno e saco externo, separados pelo seio hemal genital. O saco interno é composto por um

epitélio fino, um seio hemal genital e um epitélio germinativo. O saco externo é formado por um peritônio visceral, uma camada de tecido conectivo e um epitélio interno descontínuo (Walker 1980; 1982; Chia & Walker, 1991). O tamanho dos testículos e dos ovários maduros podem ser similares em algumas espécies, mas os ovários maduros são freqüentemente maiores que os testículos. Este maior tamanho dos ovários deve-se ao maior acúmulo de nutrientes que serão utilizados na ovogênese, o que não ocorre na produção dos gametas masculinos (Lawrence, 1987; McClintock, 1989).

O desenvolvimento gametogênico compreende uma série de eventos durante o período reprodutivo. Inicia-se com a atividade do epitélio germinal, seguido da proliferação e desenvolvimento celular e sua diferenciação em gametas, e finalmente liberação destes (Giese & Pearse, 1974; Boivin *et al.*, 1986).

O ciclo gametogênico pode ser regulado e sincronizado por fatores ambientais como a salinidade e a temperatura da água do mar, o fotoperíodo e a disponibilidade de alimentos (Giese & Pearse, 1974; Crump & Emson, 1978; Chia & Walker, 1991; Bauer, 1992; Vernon *et al.*, 1993). O fotoperíodo parece ser o fator mais importante na regulação do ciclo gonadal anual de espécies costeiras, pois pode controlar o crescimento da gônada e a liberação dos gametas (Pearse & Eernisse, 1982; Pearse & Beauchamp, 1986; Bouland & Jangoux, 1988). Além disto, estes fatores podem estimular os sistemas nervoso e endócrino, responsáveis pelo ciclo reprodutivo (Giese & Pearse, 1974; Dehn, 1979).

Para o sucesso da reprodução sexuada é necessário que a produção de gametas seja suficiente para ocorrer a fertilização e resultar num próspero

recrutamento. Esta atividade gametogênica nos asteróides depende diretamente da alimentação, ou seja, está relacionada com a quantidade e a qualidade de alimento no ambiente (Lawrence, 1987; Chia & Walker, 1991). Logo, alterações no meio físico e biológico podem prejudicar a aquisição de nutrientes para o crescimento somático e reprodutivo (Town, 1980; Lawrence, 1987).

Os nutrientes obtidos são estocados em órgãos de reserva, denominados de cecos pilóricos. Os cecos pilóricos dos asteróides possuem funções nutricionais como a produção de enzimas digestivas e assimilação dos produtos da digestão (Lawrence & Lane, 1982; Lawrence, 1987; Barker & Xu, 1991). Durante a gametogênese, a energia necessária para a produção de gametas é proveniente dos cecos pilóricos e/ou da parede do corpo (Xu & Barker, 1990). A relação inversa entre o desenvolvimento das gônadas e dos cecos pilóricos ocorre freqüentemente, indicando uma possível transferência de nutrientes dos cecos pilóricos para as gônadas (Jangoux & Impe, 1977).

Em Asteroidea, geralmente o ciclo reprodutivo é anual, com um padrão sazonal e com grande sincronia na população. Sendo assim, numa determinada época do ano, os gametas armazenados são liberados, favorecendo a fertilização e, conseqüentemente, o desenvolvimento de larvas em condições ambientais favoráveis (McClary & Mladenov, 1990; Olive, 1992). O ciclo reprodutivo contínuo é uma característica rara dentre os asteróides (McClary & Mladenov, 1989).

Dentre as espécies de estrelas-do-mar mais comuns no litoral brasileiro estão aquelas do gênero *Echinaster* Müller & Troschel, 1840: *Echinaster* (*Othilia*) *brasiliensis* Müller & Troschel, 1842, *Echinaster* (*Othilia*) *echinophorus*

(Lamarck, 1816) e *Echinaster (Othilia) guyanensis* Clark, 1987. *Echinaster (Othilia) brasiliensis* é uma espécie que habita a região de entre-marés e infralitoral em substratos rochosos. Sua distribuição geográfica é subtropical e abrange os seguintes locais: Cabo Frio (Brasil), Uruguai e Golfo de San Matias (Argentina) (Clark & Downey, 1992). A região do Cabo Frio é limite setentrional de distribuição para *E. (O.) brasiliensis*. Muitas outras espécies de asteróides têm nesta região seus limites de distribuição. Na região do Cabo Frio, devido ao fenômeno da ressurgência, a temperatura da água do mar sofre uma variação de até 12°C em doze meses. Portanto, a temperatura, provavelmente, é o fator ambiental mais relevante na definição do limite de distribuição desta espécie.

O presente estudo tem como objetivos verificar o ciclo reprodutivo, o ciclo de estocagem de nutrientes e a estratégia reprodutiva (tipo de ovos e larvas desenvolvidas) de *E. (O.) brasiliensis* na Praia de João Fernandes, em Búzios (região do Cabo Frio), RJ e verificar a proporção sexual na população através da análise histológica das gônadas.

Inicialmente partiu-se das seguintes hipóteses:

(1) A população de *E. (O.) brasiliensis* da Praia de João Fernandes possui um ciclo reprodutivo anual, como a maioria das espécies de Asteroidea.

(2) A população de *E. (O.) brasiliensis* da Praia de João Fernandes possui um ciclo dos cecos pilóricos anual.

(3) A população de *E. (O.) brasiliensis* da Praia de João Fernandes possui uma proporção sexual de 1: 1.

(4) A análise histológica das gônadas ratifica o índice gonadal dos indivíduos da população de *E. (O.) brasiliensis* da Praia de João Fernandes.

As hipóteses alternativas foram estabelecidas como a negativa literal de cada uma das hipóteses acima.

MATERIAL E MÉTODOS

Dados abióticos

Fotoperíodo

Os dados do fotoperíodo referentes ao período de estudo foram obtidos no Museu de Astronomia do Rio de Janeiro (MAST). Utilizando-se estes dados, calculou-se a média e o erro padrão mensal.

Dados bióticos

Aproximadamente, vinte indivíduos de *Echinaster (O.) brasiliensis* foram coletados mensalmente através de mergulho em apnéia, de agosto de 1999 a dezembro de 2000 na Praia de João Fernandes, em Búzios, RJ (22° 45' S; 42° 53' W) (Fig.1) . Todos os espécimes amostrados foram anestesiados em água doce por cerca de 30 segundos e fixados em formol a 10%, logo após a coleta.

No laboratório, os indivíduos foram postos para secar sobre papel absorvente por cerca de 30 minutos. Após a secagem, realizou-se a pesagem em uma balança Ohaus com 0,01g de precisão para obtenção do peso (úmido) total do corpo. Posteriormente, os espécimes foram medidos no comprimento, ou seja, o raio maior (R = distância entre o centro do disco e a extremidade do maior braço) utilizando-se um paquímetro com precisão de 0,01 mm.

Os espécimes foram, então, dissecados sob microscópio estereoscópico para a remoção das gônadas e dos cecos pilóricos. Estes órgãos foram pesados (peso úmido) e conservados em formol a 10%.

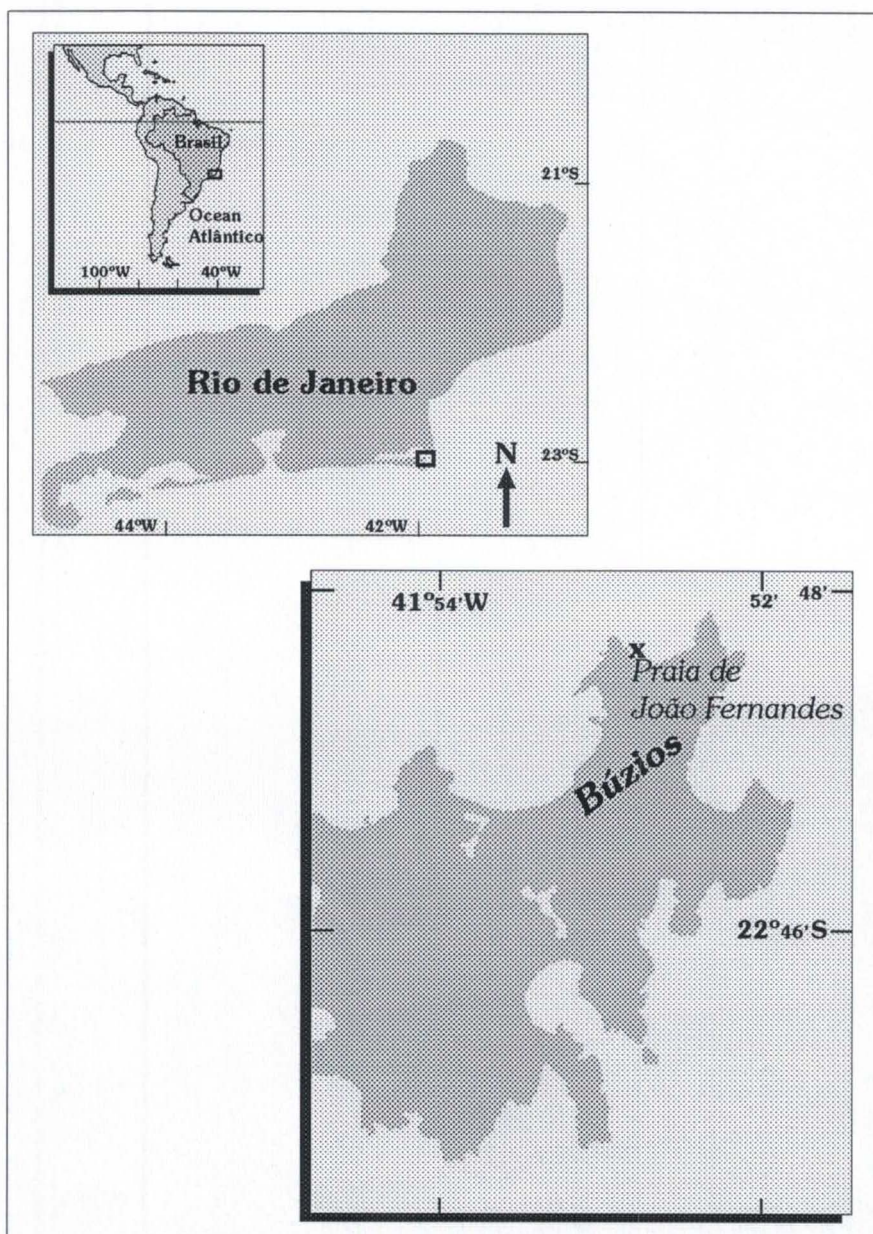


Figura 1 – Mapa da área de estudo (indicada pelo X).

Utilizando os valores do peso úmido total, do peso úmido da gônadas e dos cecos pilóricos de cada indivíduo foram calculados os índices gonadal (IG) e dos cecos pilóricos (ICP) da seguinte forma:

$$\frac{\text{Peso do órgão}}{\text{Peso total do indivíduo} - (\text{peso das gônadas} + \text{peso dos cecos pilóricos})} \times 100$$

Para cada mês, calculou-se a média e o erro padrão (E.P) do índice gonadal e dos cecos pilóricos. O ciclo reprodutivo foi descrito considerando-se os valores médios dos índices gonadais mensais.

Preparação histológica das gônadas

As gônadas foram submetidas à preparação histológica. Estas passaram por um processo de desidratação através de um gradiente alcoólico, diafanização e inclusão em parafina (emblocamento).

Foram feitos cortes histológicos de 7 µm de espessura do material emblocado, utilizando-se um micrótomo. Três lâminas de cada bloco foram preparadas e coradas com hematoxilina de Delafield e eosina Y em solução aquosa a 10% (Fig. 2).

As lâminas montadas foram analisadas ao microscópio estereoscópico e ao microscópio óptico sob o aumento de 100 vezes para determinação do sexo e dos seguintes estágios reprodutivos: I- Recuperação; II- Crescimento; III-

Maduro; IV- Liberação; e V- Vazio. O reconhecimento dos estágios de desenvolvimento gonadal baseou-se nos critérios descritos por Byrne (1992) para três espécies do gênero *Patiriella*.

A frequência de tamanho dos ovócitos foi verificada a cada mês observando-se os cortes histológicos dos ovários de cada fêmea. Os ovócitos com núcleo seccionado foram quantificados e tiveram seu maior diâmetro medido, utilizando um microscópio óptico com uma ocular graduada.

Para verificar a significância da razão sexual e para comparar os índices gonadais de machos e fêmeas foi utilizado o teste do Qui-quadrado (Crump & Barker, 1985; Siegel, 1975; Zar, 1984).

A variação do IG (para machos e fêmeas) e do ICP ao longo dos meses foi averiguada, após a transformação dos dados, utilizando-se ANOVA e o teste paramétrico “*a posteriori*” de Student-Newman-Keuls (SNK) (Zar, 1984).

Calculou-se, para os dados transformados, o coeficiente de correlação de Pearson para verificar a relação entre o IG e o ICP (Zar, 1984).

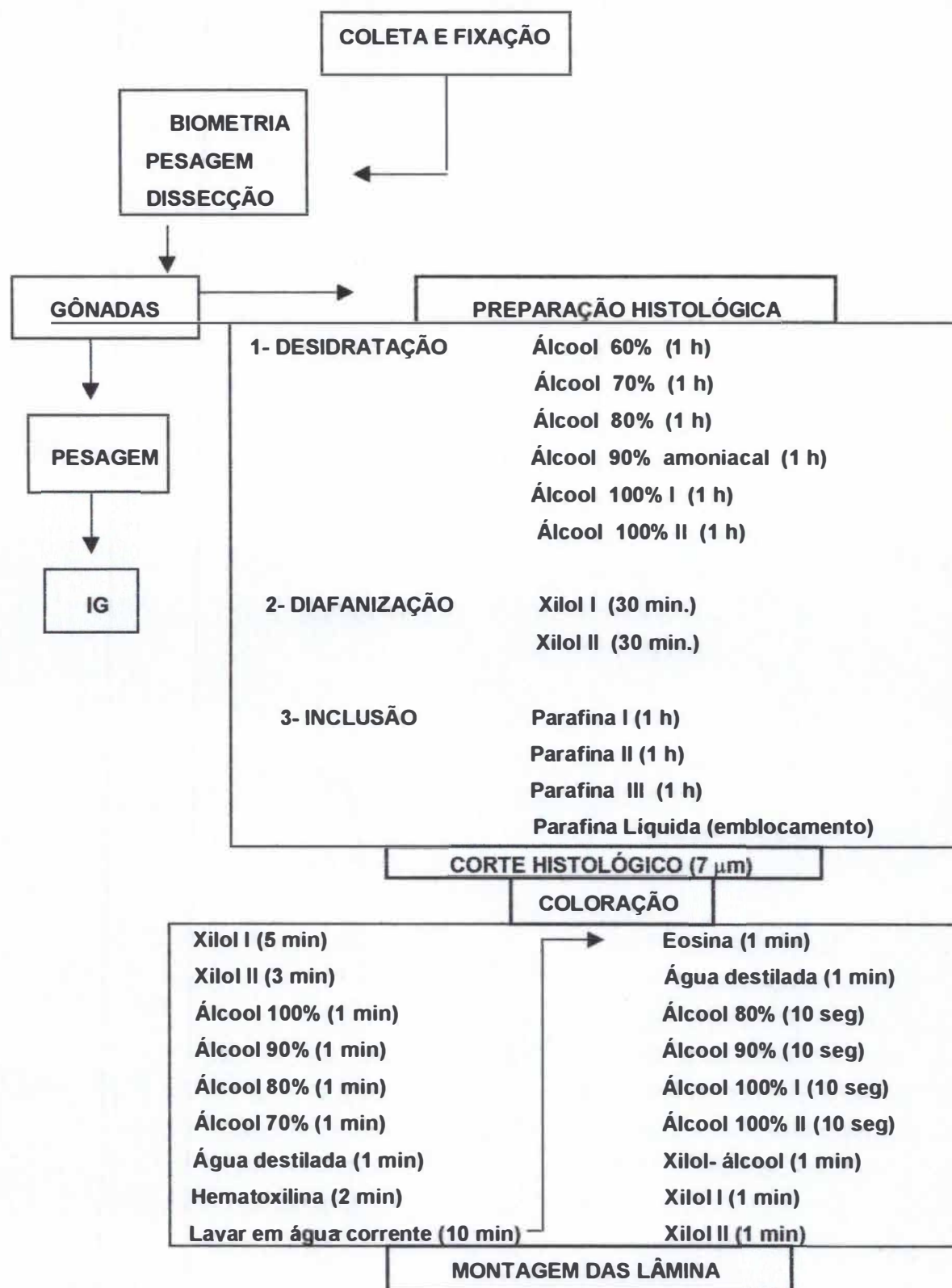


Figura 2 – Diagrama da metodologia utilizada.

RESULTADOS

Fotoperíodo

Os dias de maior fotoperíodo (superior a 12 horas) ocorreram nos meses de primavera e verão (de outubro de 1999 a fevereiro de 2000, e de outubro a dezembro de 2000) e os de menor fotoperíodo (inferior a 12 horas) foram observados a partir do fim do verão (março de 2000) até o fim do inverno (agosto de 1999, abril a agosto de 2000) (Fig.3).

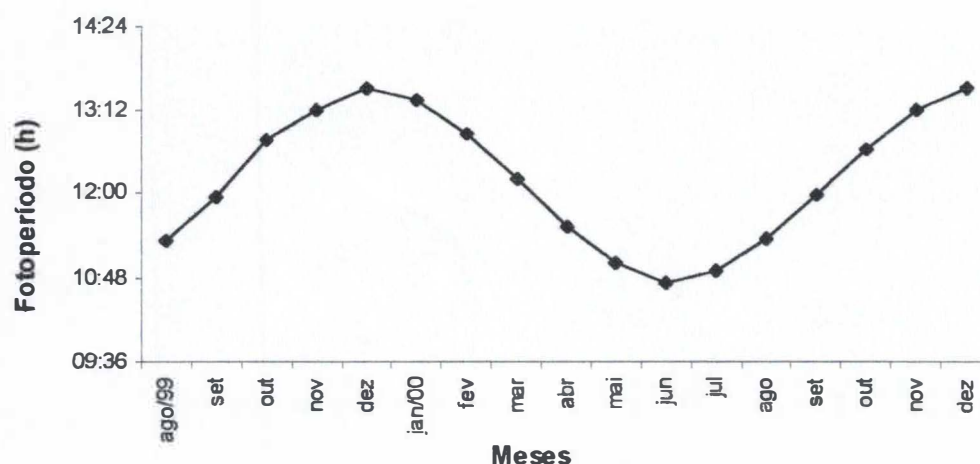


Figura 3 — Valores da média mensal do fotoperíodo (h) (média \pm erro padrão) para o Estado do Rio de Janeiro.

Razão sexual

A razão sexual encontrada em *E. (O.) brasiliensis* foi de 1 fêmea para 1,13 machos, o que não diferiu significativamente de 1:1 ($\chi^2 = 0,751$; d.f. = 2; $p > 0,05$). Também não houve diferença significativa entre os índices gonadais de machos e fêmeas ($\chi^2 = 1,18$; d.f. = 1; $p > 0,05$).

Índices das gonadas

A variação dos valores dos índices gonadais (IG) indicou que *Echinaster (Othilia) brasiliensis* possui um ciclo reprodutivo contínuo. O índice gonadal (IG) alcançou seu menor valor no mês de outubro de 1999 (média $\cong 7,6\%$), o que sugere gônadas com poucos gametas no seu interior ou vazias. Os valores do IG aumentaram até o mês de dezembro de 1999, atingindo seu valor máximo (média $\cong 24\%$), indicando gônadas repletas de gametas. A partir deste mês, os valores do IG diminuíram gradativamente, indicando um período contínuo de liberação de gametas na água do mar. No período de janeiro a dezembro de 2000, os valores do IG apresentaram pequenas variações, sugerindo uma gametogênese constante seguida de uma liberação contínua de gametas (Fig.4). Dessa maneira, não foi observado um padrão reprodutivo cíclico para *E. (O.) brasiliensis* na região estudada. Durante todo o período de estudo, observou-se uma pequena variação do erro padrão, o que indica uma sincronia entre os indivíduos da população de *E. (O.) brasiliensis*.

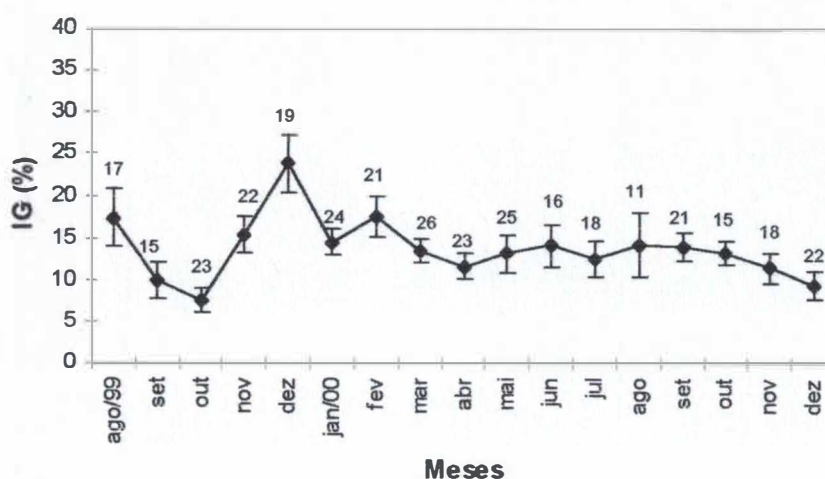


Figura 4 – *E. (O.) brasiliensis* – Variação mensal dos índices gonadais (média ± 1 erro padrão) na Praia de João Fernandes, Búzios, RJ. Os números representam a quantidade de exemplares analisados em cada mês.

Os menores e os maiores valores do IG ocorreram quando a duração do dia foi superior a 12 horas. Quando a duração do dia foi inferior a 12 horas não foi observada uma variação marcante nos valores do IG. Não foi encontrada qualquer relação entre o IG e o fotoperíodo, ou seja, a duração do dia não parece estar relacionada diretamente com o tamanho das gônadas.

Os índices gonadais de machos e fêmeas foram analisados separadamente. Os valores do IG dos machos tiveram uma maior variação no período de agosto de 1999 a fevereiro de 2000. O menor valor do IG foi registrado em setembro de 1999 (média $\cong 3,2\%$) e o maior em dezembro de 1999 (média $\cong 29\%$). A partir de janeiro de 2000, os valores se mantiveram quase constantes (em torno de 10 a 15 %), sugerindo um período de produção e liberação de gametas (Fig. 5). A partir da ANOVA foram verificadas diferenças significativas nos valores de IG dos machos ao longo dos meses estudados ($p < 0,005$). O teste SNK demonstrou que o mês de dezembro de 1999 foi significativamente diferente dos outros meses.

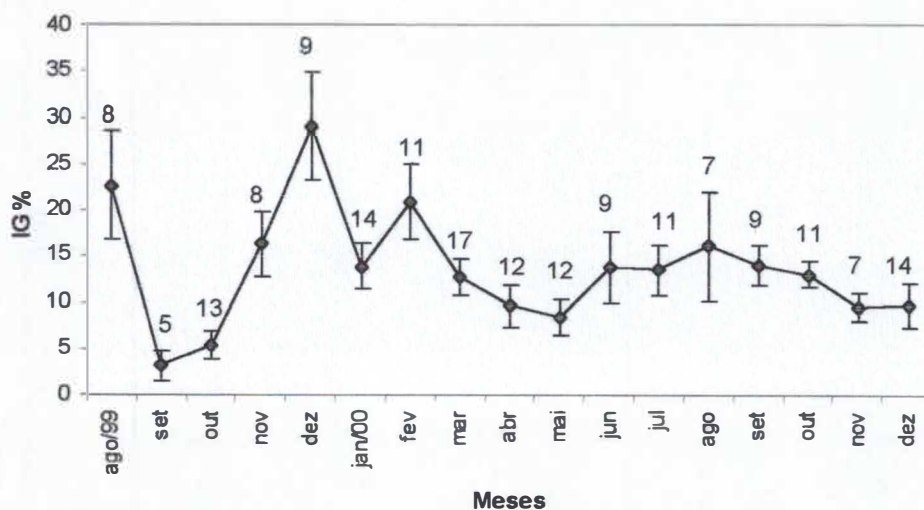


Figura.5 – *E. (O.) brasiliensis* – Variação mensal dos índices gonadais dos machos (média ± 1 erro padrão) na Praia de João Fernandes, Búzios, RJ. Os números representam a quantidade de exemplares analisados em cada mês.

Os valores do IG das fêmeas tiveram uma pequena variação durante todo o período de estudo, sugerindo intensa atividade gametogênica e constante liberação de gametas (Fig. 6). Não foram verificadas diferenças significativas nos valores de IG das fêmeas ao longo dos meses.

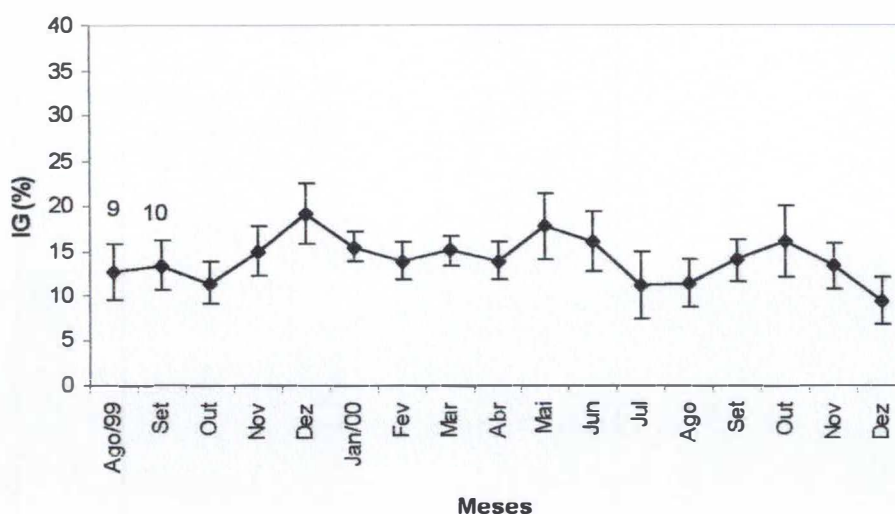


Figura.6 – *E. (O.) brasiliensis* – Variação mensal dos índices gonadais das fêmeas (média \pm 1 erro padrão) na Praia de João Fernandes, Búzios, RJ. Os números representam a quantidade de exemplares analisados em cada mês.

Índice dos cecos pilóricos

Os valores dos índices dos cecos pilóricos (ICP) variaram em torno de $\approx 25\%$ ao longo do período de estudo. Dois picos nos valores do ICP foram observados, um em dezembro de 1999 (média $\approx 30\%$) e outro em setembro de 2000 (média $\approx 33\%$). O valor mínimo foi registrado em fevereiro de 2000 (média $\approx 18\%$) (Fig. 7). Estes dados demonstram que os cecos pilóricos não tiveram um ciclo anual. Os valores elevados do ICP sugerem que houve intenso armazenamento de nutrientes durante os 17 meses. Foram verificadas diferenças significativas nos valores de ICP ao longo dos meses ($p < 0,001$).

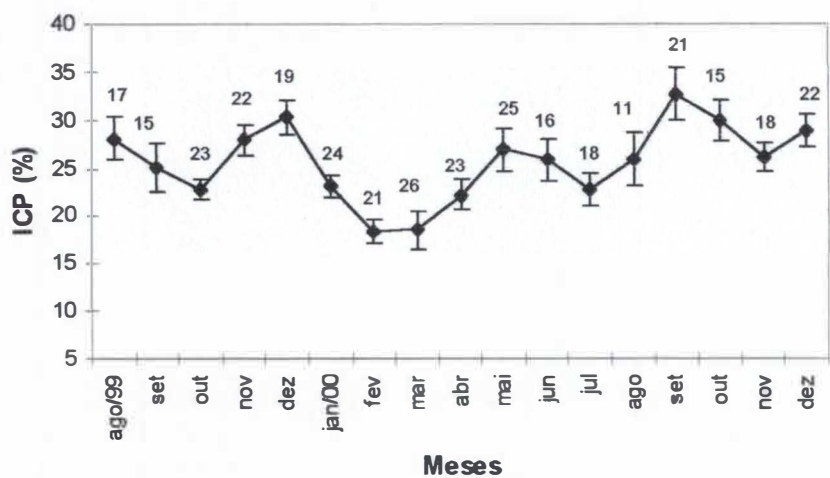


Figura 7 – *E. (O.) brasiliensis* – Variação mensal dos índices dos cecos pilóricos (média \pm 1 erro padrão) na Praia de João Fernandes, Búzios, RJ. Os números representam a quantidade de exemplares analisados em cada mês.

Relação entre IG e ICP

Não foi encontrada uma relação inversa entre os valores de IG e ICP. Em dezembro de 1999, quando o tamanho das gônadas alcançou seus valores máximos, o ICP também atingiu um dos seus maiores valores (Fig. 8). A correlação entre IG e ICP não foi significativa ($r= 0,100$).

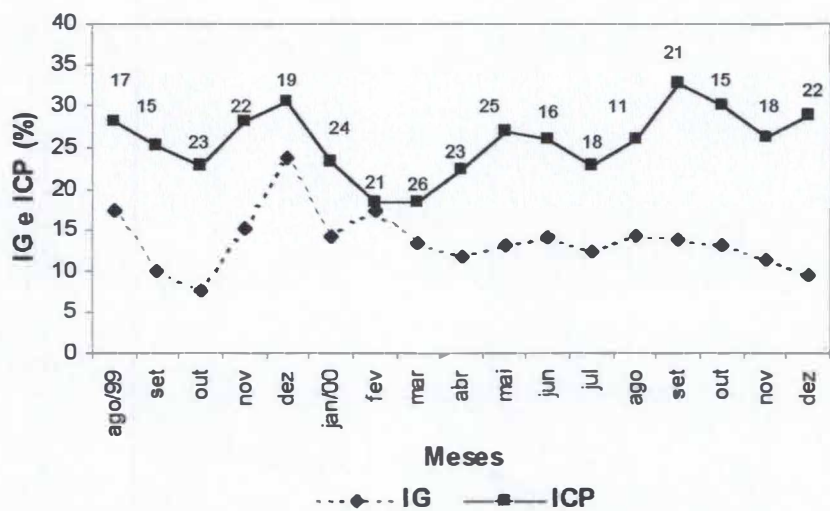


Figura 8 – *E. (O.) brasiliensis* – Variação mensal dos índices gonadais e dos cecos pilóricos na Praia de João Fernandes, Búzios, RJ. Os números representam a quantidade de exemplares analisados em cada mês.

Análise histológica das gonadas

Histologia dos testículos

Os testículos de *E. (O.) brasiliensis* foram classificados em cinco estágios de maturidade.

Os estágios foram caracterizados pela condição espermatogênica da camada germinal, quantidade de espermatozóides no lúmen e o desenvolvimento da camada germinal (Byrne, 1992 ; Byrne *et al.*, 1997). Os testículos possuem uma estrutura de dois sacos, típico dos asteróides, e um seio hemal genital (Walker, 1974, 1975; Chia & Walker, 1991). As gônadas analisadas a olho nu possuem coloração branca, caracterizando o sexo masculino, segundo alguns autores (Tyler *et al.*, 1984, McClary & Mladenov, 1989; Byrne, 1992; Byrne *et al.*, 1997).

Estágios da espermatogênese

Estágio I: recuperação

A parede dos testículos em recuperação é grossa e os espermatócitos no epitélio germinal iniciam a formação de colunas espermatogênicas. A camada germinal pode apresentar dobras que aumentam a área de superfície para a espermatogênese. Estas dobras são ocupadas por extensões do seio hemal genital. A camada hemal expande-se durante este estágio e restos de espermatócitos podem estar presentes no lúmen (Fig. 9 A).

Estágio II: crescimento

Nos testículos em crescimento ocorre intensa espermatogênese, ou seja, colunas espermatogênicas estendem-se em direção ao lúmen.

Espermátides diferenciam-se nas extremidades das colunas espermatogênicas e os espermatozóides preenchem o lúmen. A camada hemal diminui em espessura. O fluido hemal pode persistir por algum tempo em certos locais durante este estágio (Fig.9 B).

Estágio III: maduro

Nos testículos maduros, a parede gonadal está fina e o lúmen repleto de espermatozóides. Colunas espermatogênicas pequenas podem estar presentes a camada germinativa (Fig.9 C).

Estágio IV: liberação

Nos testículos em liberação, a massa de espermatozóides está menos densa no lúmen e há espaços criados pela liberação de gametas. Um espaço entre a camada espermatogênica periférica e a massa central de espermatozóides geralmente está presente. Uma camada espermatogênica ativa pode ocorrer na primeira parte do período reprodutivo (Fig. 9 D).

Estágio V: vazio

A parede dos testículos vazios está contraída, podendo-se distinguir os sacos interno e externo das gônadas. Fagócitos acumulam-se no lúmen e alguns espermatozóides relíctos podem estar presentes (Fig. 9 E).

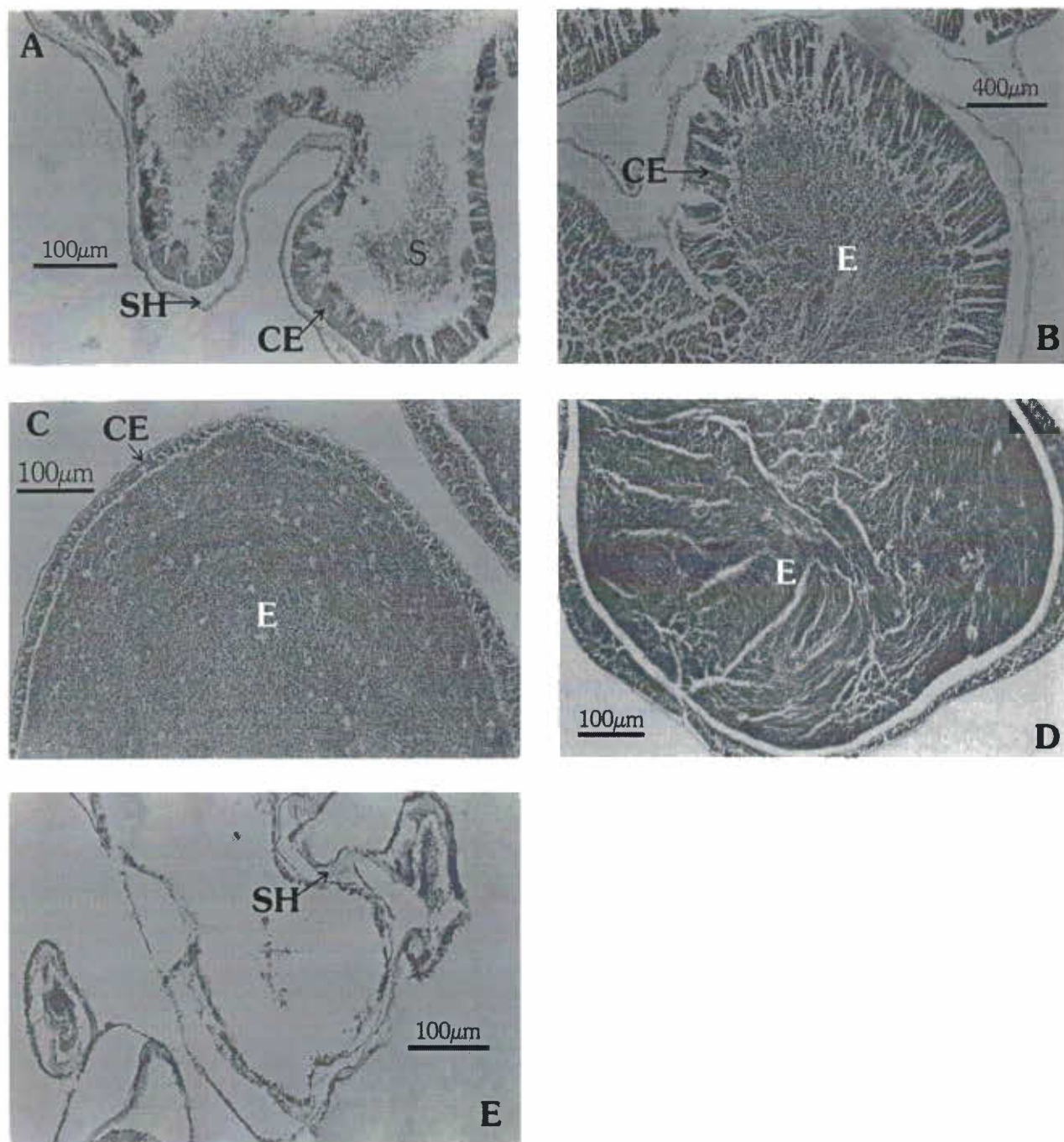


Figura 9 – *E. (O.) brasiliensis* - Cortes histológicos dos testículos: (A) Recuperação; (B) Crescimento; (C) Maduro e (D) Liberação e (E) vazio. CE - colunas espermáticas; E - espermatozóides; SH - seio hemal.

Gametogênese dos machos

Em todo o período de estudo foram encontrados indivíduos férteis com gônadas em crescimento e maduras (exceto em setembro de 1999), indicando que houve intensa espermatogênese. Gônadas em liberação foram encontradas em agosto de 1999 e de dezembro a maio de 2000. Poucos espécimes com gônadas vazias (caracterizando a fase agamética) foram observados em fevereiro, abril, de junho a agosto e dezembro de 2000. O estágio menos freqüente foi a recuperação, ocorrendo somente em setembro e outubro de 1999 e dezembro de 2000 (Fig. 10).

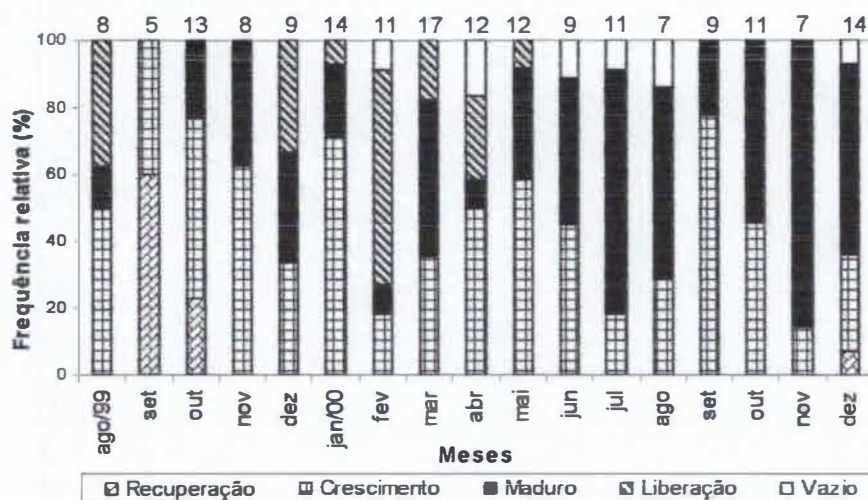


Figura 10 - *E. (O.) brasiliensis* – Frequência relativa dos estágios de maturidade dos machos em cada mês na Praia de João Fernandes, Búzios, RJ. Os números representam a quantidade de exemplares analisados em cada mês.

Durante toda a fase de atividade espermatogênica foram encontrados indivíduos em diferentes estágios reprodutivos com gônadas maduras, em recuperação, em liberação e vazias. Paralelamente à liberação de gametas,

muitos asteróides estavam em desenvolvimento gametogênico (crescimento). Os estágios de recuperação e vazio foram pouco encontrados, havendo a predominância do estágio de crescimento e maduro.

A análise da espermatogênese de *E. (O.) brasiliensis* revelou uma assincronia reprodutiva entre os indivíduos, o que não ficou aparente pela pequena variação do erro padrão do IG.

Nos valores mais altos do IG foram observados asteróides com gônadas em liberação (a maioria), em crescimento e maduras, ou seja, as gônadas estavam repletas de gametas. Todas as gônadas em liberação analisadas nestes meses de alto IG estavam iniciando a liberação de gametas e, portanto, estavam ainda repletas. Além disso, foram observadas colunas espermatogênicas na parede das gônadas, o que indica alguma produção de gametas.

Em setembro de 1999, mês em que o IG teve seu valor mínimo, foram encontrados indivíduos com gônadas em recuperação e em crescimento inicial. Os valores do IG elevados sugeriam uma atividade espermatogênica constante, que foi confirmada pela análise histológica das gônadas.

A análise da gametogênese e do IG revelou que os machos de *E. (O.) brasiliensis* não possuem um padrão reprodutivo cíclico.

A correspondência entre os valores do IG e os estágios reprodutivos demonstra que o maior valor médio do IG foi obtido para o estágio liberação. As gônadas neste estágio estavam repletas, porém já haviam iniciado a liberação de gametas, por isso os altos valores do IG. Os valores do IG nos estágios de crescimento e liberação variaram bastante (Fig. 11).

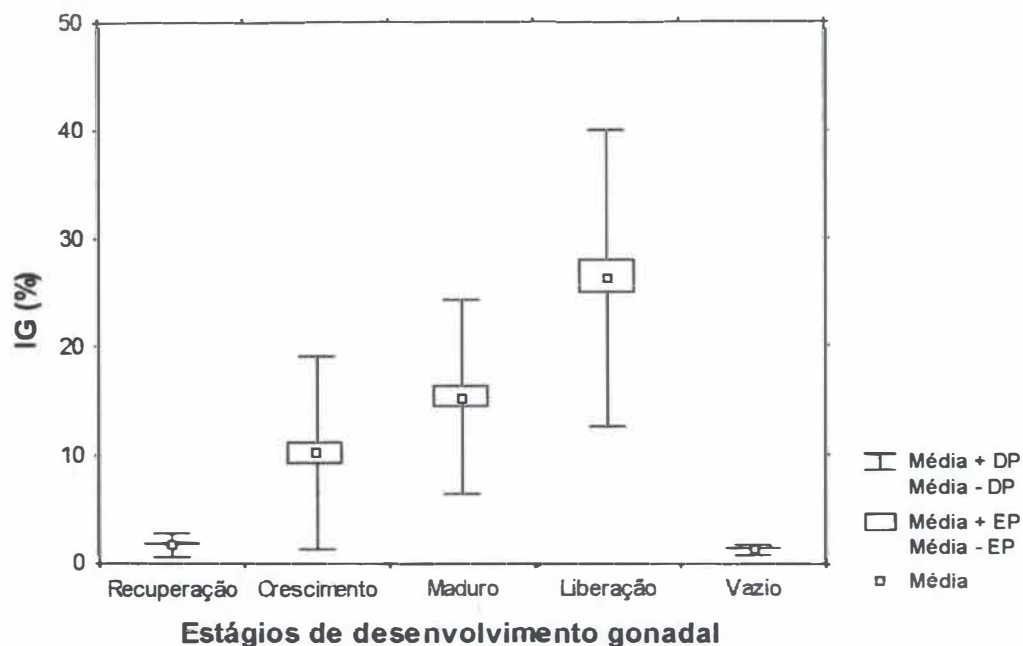


Figura 11 - *E. (O.) brasiliensis* – Relação entre os índices gonadais e os estágios de maturidade dos machos.

Com relação ao fotoperíodo, os estágios crescimento, maduro e liberação ocorreram tanto nos meses de dias mais curtos quanto nos mais longos do ano.

Histologia dos ovários

A estrutura dos ovários de *E. (O.) brasiliensis* é formada por dois sacos, um interno e outro externo, separados por um celoma genital, como nos testículos (Walker, 1974; 1979). Os ovários foram classificados em quatro estágios de maturidade. Estes estágios foram determinados considerando-se o número, o tamanho e a posição dos ovócitos, a espessura da parede do ovário, a camada hemal, e os fragmentos de células. As gônadas antes da fixação em

formol, eram de cor vermelha, caracterizando o sexo feminino. O estágio vazio não foi encontrado para as fêmeas (Fig. 12).

Estágios da ovogênese

Estágio I: recuperação

O epitélio germinativo dos ovários em recuperação possui pequenos ovócitos pré-vitelogênicos (60 μ m). No início da recuperação, a parede da gônada é grossa e a sua estrutura de dois sacos é evidente. Alguns ovócitos vitelogênicos recentes e meso-vitelogênicos (160 μ m) e ainda outros remanescentes podem estar presentes no lúmen gonadal. O epitélio germinal pode ter numerosas dobras que aumentam a área de superfície para a ovogênese (Fig.12 A).

Estágio II: crescimento

Nos ovários em crescimento, a camada germinal tem ovócitos vitelogênicos em vários estágios de desenvolvimento. A camada germinal pode apresentar dobras que aumentam a área de superfície para a ovogênese. Estas dobras são ocupadas por extensões do seio hemal genital. A camada hemal expande-se durante este estágio. Ovócitos crescidos começam a ocorrer numa posição central. Ovócitos pré-vitelogênicos estão presentes. A parede do ovário fica atenuada quando ovócitos maiores (560 μ m) acumulam-se no lúmen. Neste estágio, a vitelogênese se intensifica (Fig.12 B).

Estágio III: maduro

Nos ovários maduros, ovócitos maduros (660-1060µm) ocupam densamente o lúmen. A parede da gônada é fina. Os ovócitos pré-vitelogênicos e meso-vitelogênicos estão presentes. Muitos ovários maduros possuem ovócitos em vários estágios de desenvolvimento (Fig.12 C).

Estágio IV: liberação

A parede dos ovários em liberação é fina e os ovócitos maduros estão irregularmente arranjados no lúmen. Há espaços, devido à liberação de gametas, e presença de ovócitos pré-vitelogênicos e meso-vitelogênicos (Fig.12 D).

Gametogênese das fêmeas

O período de agosto de 1999 a abril de 2000 foi marcado por uma intensa liberação de gametas. E em todos os meses foram encontrados indivíduos com gônadas em crescimento, indicando uma atividade ovogênica contínua. Gônadas maduras foram observadas de dezembro de 1999 a setembro de 2000. O estágio de recuperação ocorreu em fevereiro, maio e setembro de 2000. E o estágio vazio não foi observado (Fig. 13).

Durante esta fase de intensa produção de ovócitos, o estágio liberação foi marcante. A liberação de gametas ocorreu em 12 meses, caracterizando um padrão reprodutivo contínuo para as fêmeas. Nestes meses de liberação de

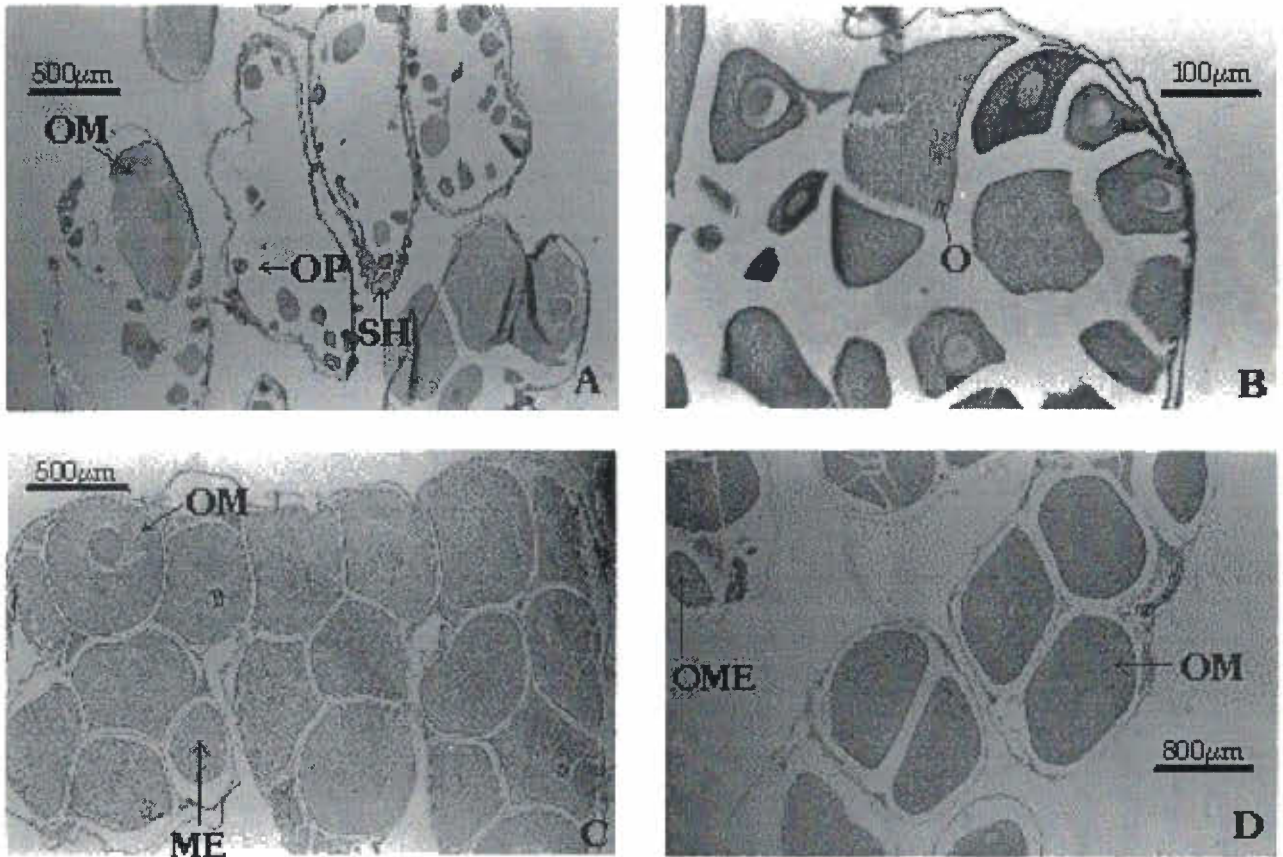


Figura 12 – *E. (O.) brasiliensis* - Cortes histológicos dos ovários: (A) Recuperação; (B) Crescimento; (C) Maduro e (D) Liberação. OP - ovócitos pre-vitelogênicos; O - ovócitos; OM - ovócitos maduros; SH - seio hemal; OME – meso-vitelogênico.

gametas, muitos asteróides ainda estavam em crescimento gonadal. Em nenhum ovário foram encontrados fagócitos.

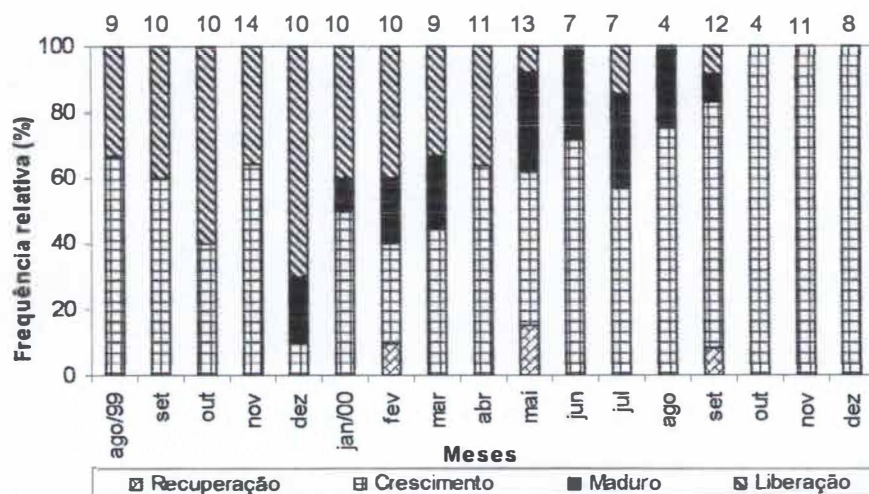


Figura 13 - *E. (O.) brasiliensis* – Frequência relativa dos estágios de maturidade das fêmeas em cada mês na Praia de João Fernandes, Búzios, RJ. Os números representam a quantidade de exemplares analisados em cada mês.

A variação do erro padrão do IG das fêmeas não sugere uma assincronia entre os indivíduos, porém a análise histológica dos ovários revelou um desenvolvimento gametogênico assincrônico na população.

Em quase todos os ovários foram encontrados vários tamanhos de ovócitos. Muitos ovários em liberação possuíam ovócitos pequenos (60-160µm) e médios (260-560µm). Ovócitos nestes tamanhos variados foram encontrados em todos os estágios reprodutivos. No estágio de recuperação, foram observados alguns ovócitos grandes (660-1060µm) relíctos e muitos ovócitos pequenos.

A relação entre os estágios reprodutivos e o IG indica que quando as gônadas estavam repletas de ovócitos vitelogênicos (maduros), os valores do IG eram elevados. À medida que os ovócitos são liberados, as gônadas

diminuem de tamanho e, conseqüentemente, o valor do IG também diminui. Entretanto, o IG no estágio de liberação ainda é elevado, ou seja, superior ao estágio de crescimento (Fig. 14).

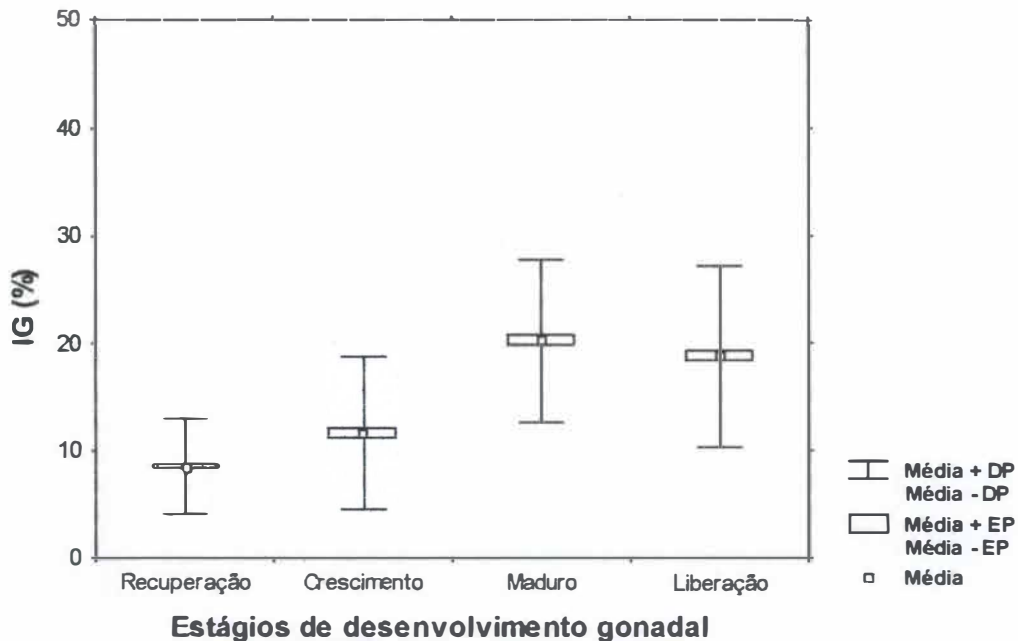


Figura 14 - *E. (O.) brasiliensis* – Relação entre os índices gonadais e os estágios de maturidade das fêmeas.

A duração dos dias, provavelmente, não teve uma influência direta na ovogênese, pois durante todo o período houve gônadas em crescimento e em liberação.

Frequência do tamanho dos ovócitos

A análise da frequência de tamanho dos ovócitos de *E. (O.) brasiliensis* revelou que em todos os meses de estudo foram encontrados ovócitos de 60µm. A classe de 160µm foi a mais representada e a classe de 660 µm

também foi registrada em todas as amostras, indicando uma continuidade na ovogênese da população (Fig. 15).

De agosto de 1999 a setembro de 2000, foram encontradas as maiores classes de tamanho de ovócitos (660 a 1060 μ m), ou seja, ovócitos em crescimento adiantado, maduros e prontos para serem liberados. Apenas em agosto e outubro de 2000 não foram registrados ovócitos maiores que 660 μ m. Em novembro e dezembro de 2000, muito poucos ovócitos maiores que 660 μ m foram encontrados.

A distribuição da frequência de tamanho dos ovócitos foi marcadamente bimodal entre novembro de 1999 e janeiro de 2000. As modas oscilaram entre 160-260 μ m e 560-760 μ m. A presença de duas coortes de ovócitos de dimensões tão distintas evidencia uma ovogênese intensa e contínua e confirma os dados do IG e do ciclo gametogênico de *E. (O.) brasiliensis*.

Várias classes de tamanho de ovócitos foram encontradas em quase todos os ovários. Mesmo nos ovários com os maiores ovócitos (960 a 1060 μ m) foram encontradas classes menores (60 a 160 μ m). Estes dados sugerem uma produção contínua de células reprodutivas.

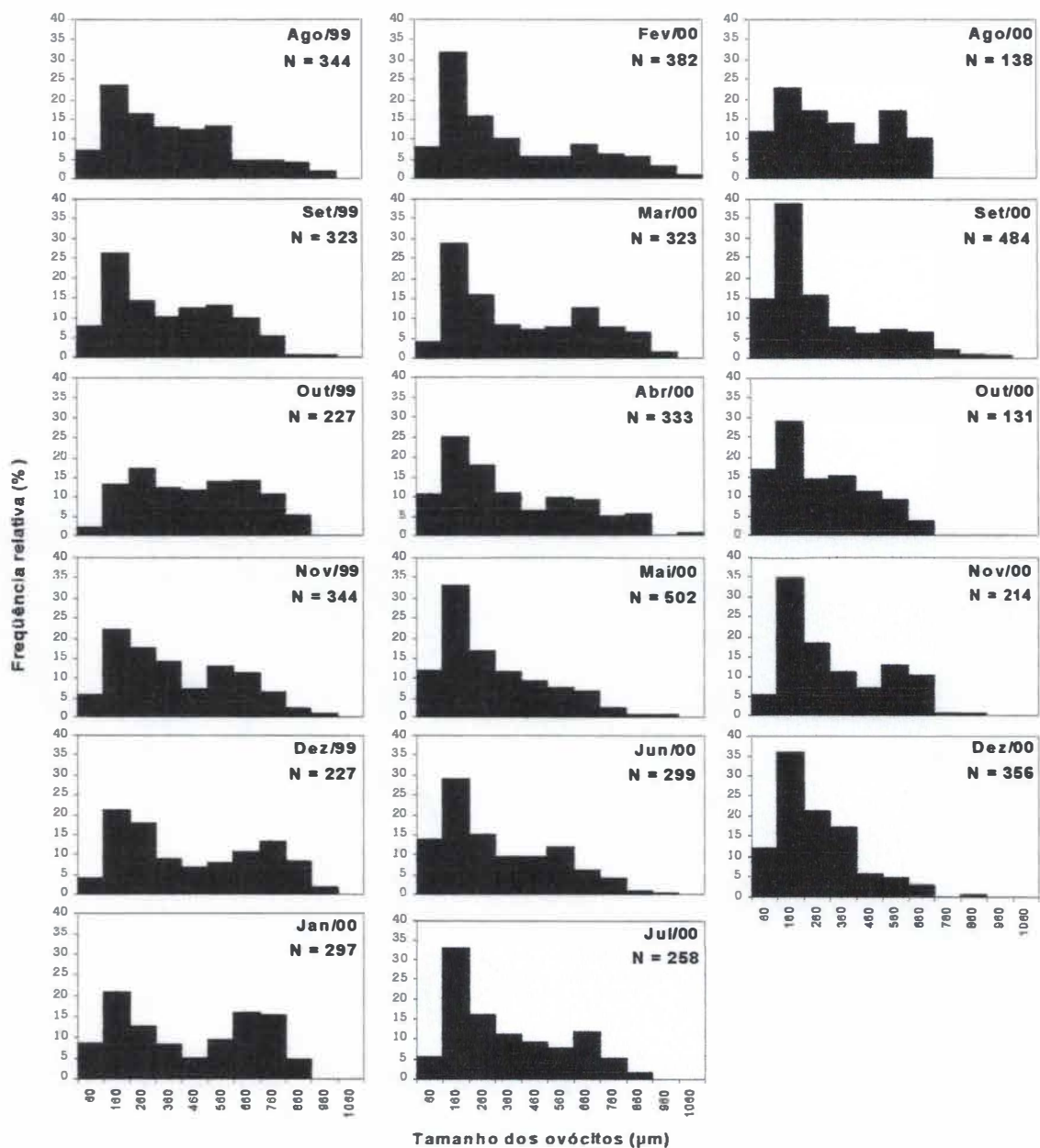


Figura 15 - *E. (O.) brasiliensis* – Distribuição da frequência de tamanho dos ovócitos. Os números representam a quantidade de exemplares analisados em cada mês.

DISCUSSÃO

A razão sexual encontrada em *Echinaster (Othilia) brasiliensis* (1:1) é típica de espécies gonocóricas de equinodermas. O fato de existir um equilíbrio sexual viabiliza o sucesso da reprodução sexuada na população, pois facilita a fertilização (Lawrence, 1987).

A reprodução contínua é provavelmente rara em um indivíduo, pois geralmente entre as gametogêneses sucessivas existe pelo menos uma pausa entre os eventos reprodutivos. É muito comum neste tipo de reprodução uma assincronia entre os indivíduos da população, ou seja, é freqüente encontrar indivíduos em diferentes estágios reprodutivos (Giese & Pearse, 1974). Apenas a análise histológica das gônadas é capaz de determinar o real estágio do desenvolvimento gonadal e, conseqüentemente, uma assincronia, já que o IG não é sensível aos estágios das células germinativas (Barker & Xu, 1991). A vantagem da liberação contínua é a possível produção de larvas o ano inteiro, pois há continuamente o potencial para a fertilização. McClary & Mladenov (1989) também observaram fêmeas assincrônicas numa população de *Pteraster militaris*, ou seja, espécimes com estágios variados da ovogênese durante o ano inteiro. E, segundo estes autores, esta falta de sincronia no desenvolvimento dos ovócitos sugere uma ovogênese contínua.

O desenvolvimento gametogênico contínuo é mais comum para as espécies lecitotróficas, com é o caso de *E. (O.) brasiliensis*. Neste tipo de ciclo, aparentemente grande parte da energia obtida é diretamente convertida na produção de células reprodutivas, e ocorrem gametas maduros em todos os meses do ano (Eckelbarger, 1994). Para os machos de *E. (O.) brasiliensis* foi

evidente uma pausa na gametogênese, ou seja, gônadas vazias e em recuperação davam início a um novo desenvolvimento.

A presença de tamanhos variados de ovócitos e a ausência de ovários vazios sugerem uma produção contínua de gametas. A espécie lecitotrófica *Tosia parva* também possui ovócitos de vários tamanhos ao mesmo tempo no ovário. Porém, esta espécie possui um ciclo reprodutivo anual, diferentemente de *E. (O.) brasiliensis*. Esta característica na variação do tamanho dos ovócitos pode ser encontrada até em espécies planctotróficas e com ciclo gonadal anual, como é o caso de *Astropecten irregularis* (Grant & Tyler, 1986). Ao contrário de *E. (O.) brasiliensis*, estas duas espécies possuem uma sincronia na ovogênese.

Assim como *E. (O.) brasiliensis*, a espécie lecitotrófica *Patiriella exigua* possui ovócitos maduros o ano inteiro, tendo uma ovogênese contínua (Lawson-Kerr & Anderson, 1978). Já a espécie *Patiriella pseudoexigua* (lecitotrófica) produziu ovócitos pequenos em todos os meses amostrados, contudo teve um desenvolvimento gametogênico anual (Chen & Chen, 1992).

A distribuição bimodal da frequência de tamanhos de ovócitos, com duas coortes bem evidentes, indica uma produção contínua dessas células. A presença de ovócitos das classes de 60-160 μ m, juntamente com as classes de 760-1060 μ m evidencia o início e o fim da ovogênese (que torna coincidente o início da vitelogênese e a liberação dos gametas). Talvez este fato ocorra devido à ausência de fagócitos no lúmen, permitindo que ovócitos grandes sejam retidos misturando-se aos novos ovócitos produzidos (pré-vitelogênicos). Esta variação na distribuição dos ovócitos é característica de fêmeas de espécies com reprodução contínua (McClary & Mladenov 1989). Uma

distribuição bimodal também foi descrita para outras espécies lecitotróficas, como *Patiriella gunni* e *Patiriella calcar* (Byrne, 1992). Segundo Chen & Chen, (1992), este prolongado período da ovogênese para estrelas que produzem larvas lecitotróficas pode estar relacionado à necessidade de grande quantidade de energia para completar o complexo processo da ovogênese. Portanto, parece razoável admitir que coexistam nas gônadas duas gerações (coortes) de células.

Os ovócitos variam consideravelmente no tamanho entre as espécies de Asteroidea, podendo chegar a 4000 μm para *Rhopiella koehleri* (Chia *et al.*, 1993). Com base no tamanho dos ovócitos, pode-se inferir sobre o tipo larvar (Jaeckle, 1995). Espécies que produzem ovócitos pequenos com pouco vitelo ($< 300\mu\text{m}$) possuem larvas planctotróficas, como é o caso de *Astropecten cingulatus* (Ventura *et al.*, 1997, 1998), e as que produzem ovócitos grandes, com muito vitelo ($> 300\mu\text{m}$), possuem larvas lecitotróficas como *Echinaster (Othilia) echinophorus* (Kempf, 1966). O tamanho dos ovócitos de *E. (O.) brasiliensis* (60-1060 μm), sugere um desenvolvimento larval lecitotrófico.(Campos-Creasey & Nobre, 2000). Este tipo de larva tem menor permanência na coluna d'água e conseqüentemente uma menor dispersão (Tyler *et al.*, 1984; Mc Clary & Mladenov, 1990; Chia *et al.*, 1993).

Estas variações no tamanho dos ovócitos são atribuídas às variações na quantidade e qualidade do alimento. Alimentos impróprios podem afetar o tamanho dos ovócitos, a fecundidade e a viabilidade das larvas (George, 1994a; Jaeckle, 1995).

O conteúdo, o tamanho e o número dos ovócitos podem variar entre os indivíduos de uma mesma população, e entre indivíduos de diferentes

populações ou entre espécies. Para espécies lecitotróficas é esperado que os ovócitos tenham grande quantidade de matéria orgânica (George, 1994a).

As diferenças no volume e na qualidade dos ovócitos devem-se às variações na composição bioquímica (proteínas, lipídios e carboidratos) dos mesmos (Jaeckle, 1995) e aos fatores genéticos e ambientais (George, 1994b). Segundo Jaeckle (1995), existe uma correlação entre o volume do ovócito e a energia concentrada nele, ou seja, o aumento da energia é diretamente proporcional ao aumento do volume. O nível de investimento no ovócito influencia o "fitness" da prole, ou seja, influencia o desenvolvimento larvar e o início do estágio juvenil (McEdward & Chia 1991; George, 1994a; Jaeckle, 1995).

O sucesso da vitelogênese de uma espécie com reprodução contínua ("espécies oportunistas") é devido a capacidade de converter rapidamente o alimento adquirido em ovócitos vitelogênicos. Estes ovócitos incorporam com mais facilidade os nutrientes, transformando-os em vitelo. A taxa de síntese de vitelo depende da capacidade do ovócito e da estrutura do ovário. Além disto, os mecanismos da vitelogênese variam entre as espécies, e são controlados pelo sistema endócrino e por um processo genético. "Espécies oportunistas" possuem uma maturação precoce e têm vários episódios reprodutivos (Eckelbager, 1994).

A reprodução contínua é um evento raro para a maioria dos asteróides, sendo mais comum o ciclo anual (Farmanfarmaian et al., 1958; Dehn, 1979; Franz, 1986; McClary & Mladenov, 1989; Chia & Walker, 1991). Os fatores ambientais podem influenciar a gametogênese dos asteróides (Giese & Pearse, 1974). As variações da temperatura da água do mar têm importância na

sincronia da atividade reprodutiva de algumas espécies que vivem em áreas com marcantes mudanças sazonais da temperatura (Conand, 1984; Xu & Barker, 1990). Entretanto, muitas espécies exibem uma reprodução sazonal em áreas onde a temperatura da água não sofre grandes mudanças (Pearse & Eernisse, 1982).

Na região do Cabo Frio, a temperatura da água do mar pode variar até 12°C em doze meses, devido ao fenômeno da ressurgência. Este fenômeno propicia o afloramento de águas frias e ricas em nutrientes. Neste afloramento, há um aumento na biomassa do fitoplâncton, beneficiando todos os níveis tróficos (Valentin, 1994).

Para muitas espécies, a baixa temperatura da água do mar pode estimular a liberação de gametas (Crozier, 1920; Michin, 1987). Segundo Giese & Pearse (1974), a reprodução contínua é esperada para áreas com poucas mudanças sazonais, o que não é o caso da região do Cabo Frio, pois sofre a ressurgência. Provavelmente, a grande variação térmica da água não influenciou diretamente a gametogênese de *E. (O.) brasiliensis*, ou seja, não influenciou a ponto de sincronizá-la. Entretanto, para outras espécies do gênero *Echinaster*, diferentes resultados foram obtidos. Ferguson (1974) estudou uma população de *Echinaster (Othilia) echinophorus* na Baía de Tampa (EUA) e concluiu que esta espécie possui um ciclo gonadal anual. Scheibling & Lawrence (1982) estudaram as estratégias reprodutivas de dois morfos do gênero *Echinaster* no Golfo do México e chegaram a mesma conclusão sobre o ciclo reprodutivo. Nestas duas localidades, o ciclo reprodutivo, possivelmente, foi influenciado e regulado pelas variações da temperatura da água.

O fotoperíodo é um importante fator abiótico, pois pode controlar o ciclo gonadal, agindo no início da gametogênese e na liberação dos gametas (Giese & Pearse, 1974; Pearse & Eernisse, 1982; Pearse & Walker, 1986; Xu & Barker, 1990; Byrne *et al.*, 1997). Todavia, a variação do fotoperíodo foi muito pequena (de aproximadamente 3 horas) e, provavelmente, não teve influência direta no desenvolvimento gonadal de *E. (O.) brasiliensis*. Para as espécies de regiões temperadas, o fotoperíodo tem maior influência. Segundo Pearse & Eernisse (1982), a gametogênese de *Pisaster ochraceus* é regulada pelo fotoperíodo, que varia anualmente em aproximadamente 7 horas.

A atividade gametogênica constante registrada para *E. (O.) brasiliensis*, provavelmente, se deve à grande disponibilidade de alimento na Praia de João Fernandes. A aquisição de nutrientes é essencial para o crescimento somático e reprodutivo (Crump & Emson, 1978; Lawrence, 1987). Segundo Bouland & Jangoux (1988), o alimento tem maior importância no início da gametogênese. A ausência do alimento no período inicial da gametogênese pode causar a atrofia das gônadas. Na fase inicial do desenvolvimento gonadal ocorre acúmulo de nutrientes no seio hemal genital, provenientes da ingestão de alimentos. Esses nutrientes são transferidos do seio hemal para as células germinativas (Walker, 1979, 1980, 1982; Barker & Xu, 1991a). Quando há o desenvolvimento dos gametas, o seio hemal desaparece (Byrne *et al.*, 1997). Então, para a continuação da gametogênese, reservas da parede do corpo e/ou do ceco pilórico são mobilizadas para as gônadas (Mauzey, 1966; McClintock, 1989; Chen & Chen, 1992).

Os altos valores do ICP ao longo dos 17 meses sugerem, indiretamente, que o alimento não foi limitante para *E. (O.) brasiliensis* na Praia de João

Fernandes. É comum, em locais com grande disponibilidade de alimentos, a ausência de um padrão sazonal do ICP (Harrold & Pearse, 1980; Xu & Barker, 1990). Nestes locais ricos em alimentos, os asteróides investem simultaneamente no crescimento somático e reprodutivo. Em locais com pouca disponibilidade de alimento, os asteróides, entre eles *Echinaster paucispinus*, investem preferivelmente nos cecos pilóricos e na parede do corpo (Lares & Lawrence, 1994). Nesta situação, a gametogênese seria subsidiada pelos nutrientes estocados nestes órgãos.

É provável que o desenvolvimento das gônadas ocorra juntamente com o desenvolvimento dos cecos pilóricos, pois não há uma relação inversa entre eles. Quando o alimento no ambiente não é limitante, a variação no peso dos cecos pilóricos não é percebida, por isso não há a inversão entre o IG e o ICP. Byrne (1992) sugere que se o alimento é abundante durante todo o ano, as gônadas podem não depender totalmente dos nutrientes estocados nos cecos pilóricos. E a não inversão entre o IG e o ICP reflete um padrão gonadal contínuo (Byrne, 1992).

Além de *E. (O.) brasiliensis*, outras espécies tropicais do gênero como *E. (O.) echinophorus* e *E. (Othilia.) guyanensis* têm seu limite meridional de distribuição em Cabo Frio (Clark & Downey, 1992). Sendo assim, os limites destas espécies coincidem com o limite setentrional de distribuição de *E. (O.) brasiliensis*, ou seja, a região do Cabo Frio (Clark & Downey, 1992). Geralmente, estas áreas de limites de distribuição estão associadas a ambientes estressantes (Longhurst, 1998). O estresse ambiental tem grande impacto em muitos processos evolutivos e ecológicos que causam mudanças irreversíveis, independente da densidade dos organismos (Parsons, 1991). As

populações que vivem nos limites de distribuição exibem características especiais, as quais diferem das populações centrais, já que estão expostas a altos níveis de estresse (Parsons, 1991; Longhurst, 1998). Estas zonas de limite de distribuição podem ser causadas pela forma da plataforma continental e o efeito das marés semidiurnas, o efeito turbilhão e o sistema de correntes (Longhurst, 1998). Devido ao fenômeno da ressurgência, a temperatura é, provavelmente, o fator ambiental mais relevante na definição dos limites de distribuições geográficas destas espécies. Geralmente, as populações centrais são contíguas, densas e possuem alta variação genética e fenotípica, enquanto que as populações de margem de distribuição estão geralmente isoladas, são esparsas, e cromossomalmente monomórficas (Brussard, 1984) e possuem um menor *fitness*, devido às condições ambientais adversas (Caughley et al., 1988; Hoffmann & Blows, 1994).

O estudo das estratégias reprodutivas é um dos principais fatores que contribui para uma melhor compreensão dos limites geográficos, visto que a reprodução é uma relevante expressão do *fitness* (Hoffmann & Blows, 1994).

A região do Cabo Frio é, sem dúvida, uma área de estudo muito importante, uma vez que é limite de distribuição geográfica para muitas outras espécies tropicais e subtropicais.

CONCLUSÕES

A gametogênese de *E.(O.) brasiliensis* foi contínua e com forte assincronia entre os indivíduos da população. Muitos gametas foram produzidos paralelamente à liberação. Isto sugere que a gametogênese ocorra por um longo período. A presença de duas coortes de células nos ovários fez com que o início da vitelogênese coincidisse com o fim da liberação dos ovócitos. Provavelmente, a população estudada vive sob boas condições alimentares, pois o ICP não teve um ciclo anual, e manteve-se com valores elevados, não havendo relação inversa entre o IG e o ICP. Os fatores abióticos como a temperatura e o fotoperíodo aparentemente não influenciaram diretamente no desenvolvimento gonadal.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Brussard, P. F. 1984. Geographic patterns and environmental gradients: the central-marginal model in *Drosophila* revisited. **Annual Reviews Ecology and Systmatics** 15: 25-64.
- Caughley, G.; Grice, D.; Barker, R. & Brown, B. 1988. The edge of the range. **Journal of Animal Ecology**.57: 771-785.
- Bauer, R. T. 1992. Testing generalizations about latitudinal variation in reproduction and recruitment with sicyniid and caridean shrimp species. **Invert. Rep. Develop.** Philadelphia. 22 : 1-3.
- Barker, M.F. & Xu, R.A., 1991a. Population differences in gonad and pyloric caeca cycles of the New Zealand seastar *Sclerasterias mollis* (Echinodermata: Asteroidea). **Mar. Biol.**, Berlin, 108: 97-103.
- Boivin, Y.; Larrivée, D. & Hilmelman, J.D., 1986. Reproductive cycle of the subarctic brooding asteroid *Leptasterias polaris*. **Mar. Biol.** Berlin, 92: 329-337.
- Boulard, C. & Jangoux, M., 1988. Investigations of the gonadal cycle of the asteroid *Asterias rubens* under static condition. **Echinoderm Biology**, Burke *et al*, Balkema, Rotterdam, p. 169-175.
- Byrne, M., 1992. Reproduction of sympatric populations of *Patiriella gunnii*, *P. calcar* and *P.exigua* in New South Wales, asterinid seastars with direct development. **Mar. Biol.**, Berlin, 114: 297-316.
- Byrne, M. & Cerra A., 1996. Evolution of intragonadal Development in the Diminutive Asterinid Sea Stars *Patiriella vivipara* and *P. parvivipara* with an overview of development of Asterinidae. **Biol Bull**, Lancaster, 191: 17-26

- Byrne, M.; Morrice, M.G. & Wolf, B., 1997. Introduction of the northern Pacific asteroid *Asterias amurensis* to Tasmania: reproduction and current distribution. **Mar. Biol.**, Berlin, 127: 673-685.
- Campos-Creasey, L.S. & Nobre, C.C., 2000. Desenvolvimento larval de *Echinaster brasiliensis* Muller & Troschel, 1842 (Echinodermata: Asteroidea). XXIII Congresso Brasileiro. Cuiabá. 332.
- Chen, B.Y. & Chen, C.P., 1992. Reproductive cycle, larval development, juvenile growth and population dynamics of *Patiriella pseudoexigua* (Echinodermata: Asteroidea) in Taiwan. **Mar. Biol.**, Berlin, 113: 271-280.
- Chia, F.S. & Walker, C.W., 1991. Echinodermata: Asteroidea In: A.C. Giese, J.S. Pearse and V.B. Pearse (eds). **Reproduction of Marine Invertebrates, Vol VI Echinoderms and Lophophorates**. Boxwood Press, Pacific Grove, California, p. 301-331.
- Chia, F.S.; Oguro C & Komatsu M., 1993. Sea-star (asteroid) development. In: Barnes, M.; A.D. Ansell and R.N. Gibson (eds) **Oceanography and Marine Biological Annual Review** UCL Press, London. 71: 223-257.
- Clark, A.M. & Downey, M.E., 1992. **Star fishes of the Atlantic**. Chapman & Hall. London, pp 794.
- Conand, C., 1984. Distribution, reproductive cycle and morphometric relationship of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea) in New Caledonia, western tropical Pacific. **Proceedings of the Fifth International Echinoderm Conference**. Balkema Rotterdam, p. 499-506.

- Crozier, W.J., 1920. Notes on some problems of adaptation. 2. On the temporal relations of asexual propagation and gametic reproduction in *Coscinasterias tenuispina*: with a note on direction of progression and no the significance of the madrepores. **Biol. Bull. (Wood Hole, Mass)**. 34: 116-129.
- Crump, R. G. & Emson, R. H. 1978. Some aspects of the population dynamics of *Asterina gibbosa* (Asteroidea). **J. Mar. Biol. Ass. U. K.** 58: 451-466.
- Crump, R.G. & Barker, M.F., 1985. Sexual and asexual reproduction in geographically separated populations of the fissiparous asteroid *Coscinasterias calamaria* (Gray). **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 88: 109-127.
- Dhen, P.F., 1979. The annual reproductive cycle of two populations of *Luidia Clathrata* (Asteroidea). I. Organ indices and occurrence of larvae. **Proceedings of the European Colloquium on Echinoderms**. Michael Jangoux, Balkema, Rotterdam, p. 361-367.
- Eckelbarger, K.J., 1994. Diversity of metazoan ovaries and vitellogenic mechanisms: implications for life history theory. **Proc. Biol. Soc. Wash.** Washington, 107 (1): 193- 218.
- Emson, R.H. & Wilkie, I.C., 1980. Fission and autotomy in echinoderms. **Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.**, London, 18: 155-250.
- Farmanfarmaian, A.; Giese, A.C.; Boolootian, R.A. & Bennett, J. 1958. Annual reproductive cycles in four species of west coast starfishes. **J. Exp. Zool.** 138: 355-367.
- Ferguson, J.C., 1984. Translocative functions of the enigmatic organs of starfish – The axial organ, hemal vessels, Tiedemann's bodies and rectal caeca: an autoradiographic study. **Biol. Bull.**, Lancaster, 166: 140-155.

- Franz, D.R., 1986. Seasonal changes in pyloric caecum and gonad indices during the annual reproductive cycle in the seastar *Asterias forbesi*. **Mar. Biol.**, Berlin, 91: 553-560.
- George, S.B., 1994 a. Population differences in maternal size and offspring quality for *Leptasterias epichlora* (Brandt) (Echinodermata: Asteroidea). **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam. 175: 121-131.
- George, S.B., 1994. *Leptasterias* (Echinodermata: Asteroidea) species complex: variation in reproductive investment. **Mar. Ecol. Prog. Ser.** 109: 95-98.
- Giese, A.C. & Pearse, J.S., 1974. Introduction: General principles. In: A.C. Giese and J.S.Pearse (eds). **Reproduction of Marine Invertebrates**. Academic Press, New York, p. 1-49.
- Grant, A. & Tyler, P.A., 1986. An analysis of the reproductive pattern in the sea star *Astropecten irregularis* (Pennant) from the Bristol Channel. **Int. J. Invert. Reprod. Develop.**, Philadelphia, 9: 345-361.
- Harrold, C. & Pearse, J.S., 1980. Allocation of pyloric caecum reserves in fed and starved sea stars, *Pisaster giganteus* (Stimpson): somatic maintenance comes before reproduction. **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 48: 169-183.
- Hoffmann, A. A. & Blows, M. W. 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. **Trends on Ecology and Evolution** 9 (6): 223-227.
- Jaeckle, W.B., 1995. Variation in the size, energy content, and biochemical composition of invertebrate eggs: correlates to the mode of larval development. **Ecology of Marine Invertebrate Larvae**. CRP Press, Boca Raton, p. 49-77.

- Jangoux, M. & van Impe E., 1977. The annual pyloric cycle of *Asterias rubens* L. (Echinodermata: Asteroidea). **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 30: 165-184.
- Lares, M.T. & Lawrence, J. M., 1994. Nutrient and energy allocation during arm regeneration in *Echinaster paucispinus* (Clarck) (Echinodermata: Asteroidea). **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 180: 49-58.
- Lawrence, J.M. & Lane, J.M., 1982. The utilization of nutrients by post-metamorphic echinoderms. In: Jangoux, M.J.M. Lawrence (eds). **Echinoderm Nutrition**. Balkena, Rotterdam, p. 331-371.
- Lawrence, J.M., 1987. **A functional biology of Echinoderms**. Croom Helm, London, 340 pp.
- Lawson-Kerr, C. & Anderson D.T, 1978. Reproduction and development of starfish *Patiriella exigua* (Lamarck) (Asteroidea: Asterinidae) and some comparisons with *P. calcar* (Lamarck). **Aust. J. Mar. Freshwater Res.**, 29: 45-53.
- Longhurst, A .1998. **Ecological Geography of the Sea**. Academic Press. 398 pp.
- Kempf, M., 1966. On the development of *Echinaster echinophorus* (Lmk). **An Acad. Brasileira de Ciências**. 505-507.
- Mauzey, K.P., 1966. Feeding behavior and reproductive cycles in *Pisaster ochraceus*. **Bio. Bull. Mar. Biol. Lab. , Woods Hole**. 131: 127.
- McClary, D.J. & Mladenov, P.V., 1989. Reproductive pattern in the brooding and broadcasting sea star *Pteraster militaris*. **Mar. Biol.**, Berlin, 103: 531-540.

- McClary, D.J. & Mladenov, P.V. 1990. Brooding biology of the sea star *Pteraster militaris* (O. F. Müller): energetic and histological evidence for nutrient translocation to brooded juveniles. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** Amsterdam, 142 : 183-199.
- McClintock, J.B., 1989. Energetic composition, reproductive output, and resource allocation of antarctic asteroids. **Polar Biol.** 9: 147-153.
- McEdward, L.R. & Chia, F.S., 1991. Size and energy content of eggs from echinoderms with pelagic lecithotrophic development. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.** Amsterdam. 147: 95-102.
- Minchin, D., 1987. Sea water temperature and spawning behaviour in the seastar *Marthasterias glacialis*. **Mar. Biol.**, Berlin, 95: 139-143.
- Mladenov, P.V., 1996. Environmental factors influencing asexual reproductive processes in echinoderms. **Oceanol. ACTA.** 19: 3-4, 27-235.
- Olive, P.J.W., 1992. The adaptive significance of seasonal reproduction in marine invertebrates: the importance of distinguish between models. **Int. J. Invert. Reprod. Develop.**, Philadelphia, 22: 165-174.
- Parsons, P. A .1991. Evolutionary rates: stress and species boundaries. **Annual Reviews Ecology and Systematics** 22: 1-18.
- Pearse, J.S. & Beauchamp, K. A., 1986. Photoperiodic regulation of feeding and reproduction in a brooding sea star from central California. **Int. J. Invert. Reprod. Develop.**, Philadelphia, 9: 289-297.
- Pearse, J.S. & Eernisse, D.J. 1982. Photoperiodic regulation of gametogenesis and gonadal growth in sea star, *Pisaster ochraceus*. **Mar. Biol.** Berlin, 237: 121-125.

- Pearse, J.S. & Walker, C.W. 1986. Photoperiodic regulation of gametogenesis in a North Atlantic sea star, *Asterias vulgaris*. **Int. J. Invert. Reprod. Develop.**, Philadelphia, 9: 71-77.
- Scheibling, R.E & Lawrence, J.M., 1982. Differences in reproductive strategies of morphs of the genus *Echinaster* (Echinodermata: Asteroidea) from the eastern Gulf of Mexico. **Mar. Biol.** Berlin. 70: 51-62.
- Siegel, S., 1975. **Estatística não-paramétrica**. McGraw-Hill, São Paulo, 350 pp.
- Town, J.C., 1980. Movement, morphology, reproductive periodicity, and some factors affecting gonad production in the seastar *Astrotole scabra* (Hutton). **J. exp. mar Biol. Ecol.**, Amsterdam, 44: 111-132.
- Tyler, P.A.; Pain, S.L. & Billet, D.S.M. 1984. The reproductive biology of deep-sea forcipulate seastar (Asteroidea: Echinordemata) from the N.E. Atlantic Ocean. **J. Mar. Ass. U.K.** 64 : 587-601.
- Valentin, J.L., 1994. A ressurgência fonte de vida dos oceanos. **Ciência Hoje**. Rio de Janeiro, 18 (102) 19-25.
- Ventura, C.R.R.; Falcão, A.P.C.; Santos, J.S. & Fiori, C.S., 1997. Reproductive cycle and feeding periodicity in the starfish *Astropecten brasiliensis* in the Cabo Frio upwelling ecosystem (Brazil). **Invert. Reprod. Develop.**, Philadelphia, 31(1-3): 135-141.
- Ventura, C.R.R.; Santos, J.S; Falcão, A.P.C. & Fiori, C.S., 1998. Reproduction and food intake in *Astropecten cingulatus* (Asteroidea: Paxillosida) in the upwelling environment of Cabo Frio (Brazil). **Proceedings of the Ninth International Echinoderms Conference, San Francisco**, p. 313-318.
- Vernon, J.D.; McClintock, J.B.; Hopkins, T.S.; Watts, S.A. and Marion, K.R. 1993. Reproduction of *Clypeaster ravenelli* (Echinodermata : Echinoidea) in

· the northern Gulf of Mexico. **Invert. Reprod. Develop.** Philadelphia, 24(1) : 71-78.

Walker, C.W. 1974. Studies on the reproductive systems of sea-star. I. The morphology and histology of the gonad of *Asterias vulgaris*. **Biol. Bull.** Lancaster, 147 : 661-677.

Walker, C.W. 1975. Studies on the reproductive systems of sea-star. II. The morphology and histology of the gonoduct of *Asterias vulgaris*. **Bio. Bull.** Lancaster, 148 : 461-471.

Walker, C.W. 1979. Ultrastructure of the somatic portion of the gonads in Asteroids, with emphasis on Flagellated-collar cells and nutrient transport. **J. Morphol.** Philadelphia, 162 : 127-162.

Walker, C.W. 1980. Spermatogenic columns, somatic cells, and the microenvironment of germinal cells in the testes of asteroids. **J. Morphol.** Philadelphia, 166 : 81-107.

Walker, C.W. 1982. Nutrition of gametes. In : Jangoux, M.J.M. Lawrence (eds). **Echinoderm Nutrition**. A.A. Balkena, Rotterdam, p 449-468.

Xu, R.A. & Barker, M.F., 1990. Photoperiodic regulation of oogenesis in the starfish *Sclerasterias mollis* (Hutton 1872) (Echinodermata: Asteroidea). **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, Amsterdam, 141: 159-168.

Zar, J.H., 1984. **Biostatistical Analysis**. Prentice Hall, New York, 718 pp.